Vegetationsbilder. Zweite Reihe, Heft 2.

Die Mangrove-Vegetation.

Von

G. Karsten,

a. o. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Tafel 7—12.

(Nach photographischer Aufnahme von G. KARSTEN, 1889, und Tafel 12 von K. MARTIN, 1891.)

Eine der eigenartigsten Vegetationsformationen der Tropen, zugleich eine der allgemein verbreiteten, begrüßt die *Mangrove*[1]) uns gleich beim ersten Anblick tropischer Küsten. Als ununterbrochener grüner Saum umfaßt sie das Land und weicht nur dort dem ungestümen Anprall des Meeres, wo regelmäßige Winde andauernd starke Brandung verursachen. Ungleich allen anderen Vereinen von Landpflanzen beschränkt sie ihr Gebiet nicht auf das trockene Land diesseit der Flutgrenze, sondern dringt mit den äußersten Vorposten so weit ins Meer vor, als diese Grund zu fassen vermögen. Zur Zeit der Ebbe, wenn der bis an die untersten Zweige ihrer Krone reichende Wasserspiegel gesunken ist, werden die Stelzwurzeln der *Rhizophora*-Arten sichtbar, welche in der Regel am weitesten ins Meer vordringen (Tafel 7 und 8). Es sind Rhizophora mucronata und seltener Rhizophora conjugata in der Mangrove des Indischen Ozeans, Rhizophora Mangle an den Küsten des Atlantischen. Etwa wagerecht aus dem Stamm oder den unteren Aesten hervorbrechend, neigen sich die zunächst schwanken Wurzelstäbe in elegantem Bogen abwärts und erreichen in einiger Entfernung den Erdboden.

1) E. WARMING: Rhizophora Mangle. ENGLERS Jahrb., IV, 1883. — K. GOEBEL: Einige Eigentümlichkeiten der südasiat. Strandvegetation. Pflanzenbiolog. Schilderungen, I, Marburg 1889. — A. F. W. SCHIMPER: Indo-malayische Strandflora. Bot. Mitteilungen aus den Tropen, III, Jena 1891. — Ders.: Pflanzengeographie, Jena 1899. — G. KARSTEN: Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel. Biblioth. botanica, XXII, 1891. — G. HABERLANDT: Ernährung der Keimlinge und Bedeutung des Endosperms bei viviparen Mangrovepflanzen. Ann. de Buitenzorg, XII, Leiden 1895.

Meist ist schon vorher infolge des in seinen Ursachen unaufgeklärten Absterbens der Vegetationspunkte eine Gabelung oder Dreiteilung der Wurzeln erfolgt, welche entsprechend größere Sicherheit für feste Verankerung der elastischen, den Wellen nachgebenden Stützen gewährleistet. Daß der Stamm der Rhizophoren an der Basis bald abstirbt und der Baum also nur auf seinen Stelzwurzeln steht, erhöht die Eigenartigkeit des Anblickes. Hinter dem Wall der Rhizophora oder auf gleicher Linie mit ihr finden sich weitere Formationsgenossen ein. Zunächst verwandte Formen aus der Familie der Rhizophoraceen, wie Bruguiera gymnorrhiza, Bruguiera eriopetala, Bruguiera caryophylloides und Bruguiera parviflora, Kandelia Rheedii, Ceriops Candolleana und Ceriops Roxburghiana, ferner Aegiceras majus, eine Myrsinacee, die Lythraceen Sonneratia alba, Sonneratia acida und Sonneratia apetala, die Meliaceen Carapa obovata und Carapa moluccensis, Scyphiphora hydrophyllacea, eine Rubiacee, Acanthus ilicifolius, eine Acanthacee. Alle diese für die Mangrove des Indischen Ozeans charakteristischen Pflanzen fehlen in Amerika. Dagegen haben die Familien der Combretaceen und Verbenaceen in beiden Mangroveformen Vertreter; erstere Lumnitzera racemosa und Lumnitzera coccinea in der indischen, Laguncularia racemosa in der amerikanischen, die zweite Avicennia tomentosa und Avicennia nitida amerikanisch, Avicennia officinalis indisch. Damit ergibt sich, daß die indische Form der Mangrovewaldungen sehr viel reichhaltiger ist als die amerikanische oder atlantische; die weiteren auf Untersuchungen der indischen Mangrove fußenden Ausführungen werden also im allgemeinen auch für die amerikanische Mangroveformation Gültigkeit beanspruchen können.

Die Ausdehnung des Mangrovegürtels ist verschieden; an weiten Flußmündungen, flachen Küsten u. dergl. mehrere, ja viele Kilometer breit, ist in anderen Fällen nur ein schmaler Streifen von ihm eingenommen. Stets aber bleibt das Aussehen das gleiche. Mehr oder minder lebhaft grüne Blätter von ovaler ganzrandiger Form, lederiger, oft dickfleischiger Konsistenz, vielfach mit einem mächtigen Wassergewebe versehen, eignen allen ihren Angehörigen; einzelne Formen zeigen vertikale Blattstellung und dementsprechend isolateralen Blattbau. Nur die Avicennia-Arten werden durch dichte Behaarung als Bäume oder Sträucher von grauer Färbung schon weithin kenntlich. Isolateraler Blattbau, Succulenz der Blätter, Wassergewebe, dichte Behaarung sind gewöhnliche Mittel, die Transpiration herabzumindern; sie sind bei xerophilen Formationen zu finden. Es mag zunächst auffällig und unnatürlich erscheinen, daß diese aus dem Meerwasser selbst aufstrebenden Pflanzen unter Wassermangel leiden sollen und ihre Transpiration auf das Notwendigste einschränken müssen. Wenn man aber unsere Dünen- und Strandpflanzen zum Vergleiche heranzieht, so zeigen sie ebenfalls einen stark succulenten oder sonstwie auf Transpirationsschutz hindeutenden Habitus; man braucht ja nur an Cakile maritima, Salsola Kali, Psamma arenaria etc. zu denken. Mit anderen

Worten, es ist die Xerophilie dem Einfluß des Salzgehaltes im Boden oder Wasser zuzuschreiben, der hier wie dort auf Transpirationsschutz hinwirkt; Mangrove, wie Strandpflanzen überhaupt bilden eine „edaphische Formation". — Dementsprechend verliert sich auch bei den Mangrovepflanzen an Exemplaren, die in salzfreiem Boden kultiviert werden, die dickfleischige Konsistenz der Blätter, und der Blattquerschnitt wird bis auf die Hälfte vermindert [1]).

In der Mangrove kommt aber neben der chemischen Zusammensetzung des Bodens sehr wesentlich seine physikalische Beschaffenheit in Betracht. Meist findet sich ein zäher morastiger Schlamm, überladen mit organischen, in Auflösung befindlichen Resten, wie sie der Fluß mitgebracht oder das Meer angespült und zwischen dem Wurzelwerk der Rhizophoren abgelagert hat. In anderen Fällen (Tafel 12) bildet ein fester poröser Korallensandboden das Substrat der Mangrove, ohne daß diese ihre Eigenart darum ablegte. Gemeinsam ist beiden Orten nur die Lage im Bereiche von Ebbe und Flut; dieser wie jener wird täglich bald meterhoch von Wasser überdeckt und durchdrungen, bald liegt er trocken da. Das ganze im Boden sich ausbreitende Wurzelsystem der Pflanzen wird also durch die Flut von dem Verkehr mit der Außenwelt etwa für die Hälfte eines jeden Tages völlig abgeschnitten. Und doch bedarf dieser Teil der Pflanze so gut wie alles lebende Protoplasma der Atmung und dazu einer andauernden und hinreichenden Sauerstoffzufuhr und Kohlensäureabfuhr. Während der Flutzeit scheint nun ein solcher Gasaustausch für die Mangrovewurzeln ausgeschlossen zu sein, sie müßten also ihre Arbeit im Dienste des Gesamtorganismus unter den denkbar ungünstigsten Bedingungen leisten.

Diesen ungewöhnlichen Verhältnissen gegenüber zeigen die Mangrovepflanzen auch außergewöhnliche Anpassungen. Man findet z. B. bei den genannten Bruguiera-Arten zur Ebbezeit den Boden übersät mit hoch emporragenden Wurzelknorren (Tafel 9), deren höchste Erhebungen nicht weit unter dem normalen Stande der Flutwelle bleiben. Sie kommen in der Weise zu stande, daß starke Seitenwurzeln sich plötzlich direkt aufwärts krümmen und erst nach Erreichung der Bodenoberfläche wieder abwärts wachsen. Dann erhebt sich das scharfe Knie durch eigenes Wachstum selbständig weiter über den Boden, verdickt sich erheblich, läßt auch wohl Seitenwurzeln in nächster Nähe abzweigen und bedeckt seine Oberfläche mit einer ungeheueren Menge großer Lenticellen. Dabei ist der Bau der ganzen Wurzeln ein abweichender. Die

1) Cf. A. F. W. SCHIMPER: Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration etc. Sitzungsber. K. A. d. W. Berlin, 1890. — Ders.: Indo-Malayische Strandflora l. c. — Ders.: Pflanzengeographie, l. c. — E. STAHL: Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg., 1891. — O. ROSENBERG: Transpiration der Halophyten. Oefv. af Kong. Ak., Foerh. 1897. — L. DIELS: Stoffwechsel und Struktur der Halophyten. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXII, 1898. — W. BENECKE: Die DIELS'sche Lehre von der Entchlorung der Halophyten. Jahrb. wiss. Bot., XXXVI, 1900. — F. W. C. ARESCHOUG: Salzausscheidung der Mangrovepflanzen. Flora 1904.

sonst in der Regel alsbald abgestoßene primäre Rinde bleibt als ein mit mächtigen Intercellularräumen durchsetztes Durchlüftungsgewebe erhalten. Nach außen wird durch Ausbildung eines peripheren Holzringes, der unter dem äußeren Korkgewebe liegt, ein fester Abschluß ermöglicht, und gleichzeitig sorgen mechanisch wirksame Aussteifungen zwischen dem zentralen und dem peripheren Holzkörper dafür, daß die Wurzel nicht in der Erde zusammengedrückt werden kann, daß also den Lufträumen im Inneren ihre freie Verbindung untereinander erhalten bleibt.

Diese Gestaltung und Ausrüstung der als „Pneumatophoren" bezeichneten Gebilde legte die Vermutung nahe, daß sie für die Flutzeit den unter Wasser resp. im Schlammboden befindlichen Teilen des Wurzelsystems als Ausführungsöffnungen, als Atmungsorgane dienen. Auch konnte durch darauf gerichtete Versuche[1]) diese Vermutung in der Tat bestätigt werden. Es wäre der merkwürdige Bau, wie das Vorkommen der Organe überhaupt ohne eine solche Funktion ja auch völlig unverständlich.

Daß derartige negativ geotropische Wurzeln der Mangrovepflanzen Atmungsorgane darstellen, ist zuerst von GOEBEL[2]) behauptet worden, der sie bei Sonneratia beobachtete. Auch sind sie hier in der Tat besonders auffällig (Tafel 11 und 12). Wie ich an jüngeren in Buitenzorg kultivierten Keimpflanzen feststellen konnte, entstehen sie an horizontal im Boden hinlaufenden Wurzeln als Nebenwurzeln, die negativ geotropisch direkt emporwachsen. An den halbjährigen Keimpflanzen, die 2 m Höhe und 4 cm Stammdurchmesser über dem Boden erreicht hatten, waren sie in großer Menge nur wenige Centimeter voneinander entfernt, allseitig bis ca. 2 m vom Stamme und etwa 5—10 cm hoch aus dem Boden ragend, wahrzunehmen. Der Vegetationspunkt zeigte sich an ihnen von einem verkorkten Gewebe in Art einer Wurzelhaube überzogen. Leider habe ich versäumt, Genaueres darüber in Erfahrung zu bringen. Bemerkenswert ist nun, daß die anatomische Ausbildung der horizontal streichenden Wurzel dauernd dem Wurzelcharakter entspricht, während die negativ geotropischen Pneumatophoren deutlich stammähnlichen Bau annehmen. Aeltere Exemplare erreichen 1 m Höhe und darüber bei deutlich spindelförmiger Gestalt. Die freie Oberfläche besteht aus zahlreichen Korklamellen, welche durch unverkorkte Füllzellen voneinander getrennt sind; sie stellt gleichsam eine einzige Lenticelle dar. Soweit die Erde reicht, ist unter den mächtigen Korklagen reichlich entwickelte primäre Rinde mit radialen Verdickungsringen zur Aussteifung der Intercellularräume vorhanden, oberhalb nimmt der Holzkörper erheblich zu, die Rinde und ihre Intercellularen ab. Die Wurzelteile dagegen entbehren in der Jugend einer radialen Aussteifung ihrer Rindenintercellularen, die wohl bei der geringen Entfernung der einzelnen Pneumatophoren voneinander entbehrlich sein mag. In älteren Wurzeln

1) Versuche von KARSTEN und GRESHOFF; cf. in G. KARSTEN: Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel, l. c. p. 41 ff.

2) K. GOEBEL: Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. d. Bot. Ges., IV, 1886, 249.

fand WESTERMAIER[1]) „schwach bogig oder auch sehr lang S-förmig“ gekrümmte einzelne Zellen, die „wie elastische Federn“ wirken. Ihnen darf immerhin eine gewisse Aussteifung der Rindenintercellularen zugemutet werden.

Dem einen oder anderen der beiden beschriebenen Typen ähnelnde Pneumatophoren besitzen nun fast alle vorher genannten Angehörigen der Mangrove. Ihre Dimensionen und Häufigkeit stehen meist in deutlichem Verhältnis zur Größe und Wachstumsintensität der betreffenden Pflanzen. So kommen den Avicenniabäumen[2]) in der atlantisch-amerikanischen, wie der indischen Mangrove besonders zahlreiche, auch stärkere Pneumatophoren zu als den kleinen Scyphiphora- oder Lumnitzerabüschen. Besonders eigenartig sind jedoch noch diejenigen der Carapa-Arten. Während Carapa obovata lediglich hohe Brettwurzeln über die Oberfläche hinlaufen läßt, deren oberer Rand mit Lenticellen bedeckt ist, zeigt Carapa moluccensis steile lokale Erhebungen, die als große, bis ca. $^1/_2$ m hohe Hörner die kleinen Stämme umstehen und einen höchst eigenartigen Anblick gewähren. Die primäre Rinde ist hier frühzeitig abgeworfen, die sekundäre entspricht durch reichliche und geräumige Intercellularräume mit radialer Aussteifung hohen Anforderungen der Durchlüftung. Sehr zahlreiche und große Lenticellen bedecken die Oberfläche ringsum.

Hinzugefügt mag noch sein, daß die Mangrovegewächse doch nicht ganz isoliert in dem Besitze von Pneumatophoren dastehen, vielmehr zeigen zahlreiche Palmen, die wie die Sagopalmen (Metroxylon-Arten) sumpfige Niederungen bewohnen, ebenso Pandanus-Arten und Ravenala ähnliche Organe. JOST[3]) konnte an Gewächshauspalmen nachweisen, daß der Bau dieser mehr oder minder mächtigen Gebilde den Anforderungen der Durchlüftung entspricht, und daß sich durch möglichst vollständige Verdrängung der Luft aus den Kulturkübeln reichlichere Bildung derartiger mit Pneumathoden besetzter Atmungswurzeln erzielen läßt.

Daß die Rhizophora-Arten selbst und der ebenfalls auf Wurzelstelzen ruhende Acanthus ilicifolius neben diesen besonderer Pneumatophoren nicht mehr bedürfen, ist ja leicht verständlich. Somit kann ganz allgemein behauptet werden, daß die Mangrovepflanzen ihren Wurzeln eine Form und Ausrüstung geben, welche jede

---

1) M. WESTERMAIER: Zur Kenntnis der Pneumatophoren. Bot. Untersuchungen im Anschluß an eine Tropenreise, 1. Heft, Freiburg i. d. Schw. 1900. Die dort vertretene eigentümliche Anschauung, daß hier ein periodisches Auspumpen der Wurzelintercellularen durch den Druck des bis zur Fluthöhe gestiegenen Wassers erfolge, also ein „Pumpmechanismus“ vorliege, erledigt sich wohl durch den Hinweis, daß ein zäher Schlamm immer noch zu viel Widerstand leistet, um diesen Druck für die ihm eingelagerten Pflanzenorgane fühlbar zu machen, daß andererseits auch bei festem Boden, wie auf Tafel 12 der Korallensand von Amboina ihn bietet, oder bei im Buitenzorger Garten stehenden, der Flut völlig entzogenen Bäumen die gleiche Organisation zu beobachten ist. K. GOEBEL: Organographie, 1900, p. 480.

2) H. SCHENCK: Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa. Flora, 1889, p. 83. — W. BRENNER: Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa. Ber. d. Bot. Ges., 1902, p. 175.

3) L. JOST: Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg., 1887, p. 601.

Beeinträchtigung ihrer Tätigkeit durch die regelmäßig wiederkehrende Flutwelle auszuschließen geeignet sind.

Eine zweite Anpassung der Mangrove steht gleichfalls mit dem eigenartigen Standorte in Verbindung, es ist die Ausrüstung ihrer Früchte oder Samen. Voraussetzung für jede Küstenvegetation ist natürlich die Schwimmfähigkeit von Früchten und Samen, denn das Meer muß ihnen als Transportmittel dienen. Demgemäß findet man sowohl bei den Dünen bewohnenden Gräsern und Ipomoea-Arten, wie den Strandbäumen, von Pandanus-Arten und der allverbreiteten Kokospalme bis zu Cerbera Odollam, Barringtonia-Arten und Calophyllum Inophyllum diese Bedingung erfüllt. Auch alle Mangrovepflanzen sind mit schwimmenden Früchten oder Samen versehen, aber der Standort nötigt sie, erheblich größere Aufwendungen für deren Ausrüstung zu machen. Die Mehrzahl der Mangrovepflanzen gehört zu den viviparen Gewächsen.

Als vivipar werden diejenigen Pflanzen bezeichnet, welche ihre Samen, ohne ihnen eine Ruhezeit zu gönnen, bereits an der Mutterpflanze auskeimen lassen. Der Embryo durchbricht die Mikropyle und erreicht auf Kosten der Mutterpflanze seine weitere Entwickelung derart, daß er erst als vorgeschrittene Pflanze selbständig wird und damit eine Ueberlegenheit anderen minder weit ausgebildeten Konkurrenten gegenüber erlangt. Naturgemäß sind sehr verschiedene Grade solcher Viviparie zu beobachten. Bei Aegiceras majus[1]) z. B. bricht der einzige im Fruchtknoten zur Entwickelung gelangende Embryo frühzeitig mit dem Wurzelende aus der Mikropyle hervor, weil der Embryosack trotz beträchtlicher Ausdehnung mit der außerordentlichen Längsstreckung des Keimlings nicht mehr Schritt zu halten vermag. Die Zentralplacenta mit Ueberresten zahlreicher nicht zur Weiterentwickelung gelangter anatroper Samenanlagen sitzt dem Keimling schließlich in halber Höhe seitlich an. Sie läuft an seinem ins Freie ragenden Hypokotyl als schmaler Strang entlang und bildet die einzige organische Verbindung des Keimlinges mit der Mutterpflanze, vermittelt also auch allein die Nahrungszufuhr. Das obere Stammende des Keimlings mit den beiden Kotyledonen steckt noch im Embryosacke darin, die Fruchtschale hüllt das Ganze ein. Erst wenn die zunächst im Wasser treibende Frucht sich irgendwo festgesetzt hat und sich weiterentwickelt, wird die Fruchtschale gesprengt. Hier ist die Viviparie äußerlich nicht kenntlich und nur bei Untersuchung der Frucht wahrzunehmen.

Ein Auswachsen des Radikularendes aus der Umhüllung des inneren Integumentes ist auch bei Carapa moluccensis[2]) zu beobachten. Die Hauptwurzel freilich verkümmert bald und ragt nur als kugelige Kuppe vor, von der dünnen Korkhaut des äußeren

1) Vgl. K. GOEBEL: Pflanzenbiolog. Schilderungen, l. c. — A. F. W. SCHIMPER: Strandflora, l. c. — G. KARSTEN: Mangrove, l. c. — G. HABERLANDT, l. c.

2) Cf. G. KARSTEN, l. c.

Integumentes umhüllt. Eine eigenartige Anpassung der Samen tritt bei Zerfall der kopfgroßen Kugelfrüchte hervor. Jeder Samen besitzt einen kugelig gewölbten Oberflächenteil, mit dem er der Fruchtaußenwand anliegt. Hier ist in jedem einzelnen Falle die Mikropyle mit dem Wurzelstumpf zu suchen. An der Innenseite dagegen bildet sich eine mächtige Korklage aus, welche diejenige der Außenseite um das 4—5-fache mindestens übertrifft. Daher liegt der Schwerpunkt der aus der Fruchtschale befreiten großen flach-gewölbten Samen stets derart, daß sie, im Meerwasser schwimmend, ihr Wurzelende abwärts kehren und in diese feste Schwimmlage zurückkehren müssen, so oft sie auch von Wind und Wellen in andere Lage gebracht sein mögen. Der Vorteil einer fixen Schwimmlage für die Pflanze besteht darin, daß Wurzel und Stamm sich während des Umhertreibens bereits weiterentwickeln und, an günstigen Standort gelangt, die Befestigung des Keimlings mit Hülfe zahlreicher Nebenwurzeln ohne Verzug aufzunehmen im stande sind.

Die Frucht von Avicennia officinalis[1]) ist beim Abfallen vom Baume noch von der Fruchtschale umhüllt, gleicht darin also den beiden bisher genannten Pflanzen. Sie enthält wie Aegiceras nur einen Keimling. Seine Entwickelungsgeschichte ist von TREUB eingehend untersucht worden. Der Embryo wird in den jüngeren Zuständen völlig von einem seiner Entwickelung vorauseilenden Endosperm umgeben. Dieses wächst alsbald aus der stark verbreiterten Mikropyle heraus und führt den Keimling mit sich. In älteren Stadien durchbricht der Keimling das Endosperm, und wenn die Frucht vom Baume fällt, findet sich ein wohlentwickelter Keimling mit zwei zusammengefalteten Keimblättern und einem stark entwickelten Hypokotyl in der Fruchtschale, während vom Endosperm, Placenta u. s. w. nur noch stark zusammengeschrumpfte Reste zu entdecken sind. Charakteristisch für Avicennia ist nun, daß die Früchte, in Wasser schwimmend, sich stets alsbald ihrer Schale entledigen. Sie platzt der Länge nach auf, rollt sich zusammen, und der Keimling liegt frei im Wasser. Eigenartige, dem Hypokotyl allseitig entspringende Haare laufen am freien Ende in scharf umgebogene Haken aus, die ein baldiges Festheften des Keimlings ermöglichen. Zahlreiche Anlagen adventiver Wurzeln sorgen dann für definitive Befestigung der jungen Pflanze, während die Hauptwurzelanlage völlig verkümmert.

Sehr viel auffallender als bei den bisher genannten Pflanzen, deren Keimlinge, solange sie an der Mutterpflanze sitzen, dauernd von der Fruchtschale umhüllt bleiben, tritt die Viviparie der Rhizophoraceen hervor. Alle stimmen darin überein, daß der einzige siegreich gebliebene Embryo stark heranwächst, sein Hypokotyl mit dem Wurzelende aus der Mikropyle austreten, in den Fruchtknotenraum und das schwammige Gewebe der Wandung eindringen läßt, um diese früher oder später völlig zu durchbrechen.

1) M. TREUB: Notes sur l'embryon, le sac embryonaire et l'ovule. II. Avicennia officinalis. Ann. de Buitenzorg, III, 1883.

Bei Bruguiera geschieht dies derart, daß es als zunächst kegelförmiges Gebilde inmitten des krugförmig vertieften Blütenbodens auftaucht. Der vielzählige, hartlederige Kelch legt sich bei Bruguiera parviflora dem zu einem cylindrischen Körper heranwachsenden, lebhaft grünen Hypokotyl mehr oder minder eng an, bei den anderen Arten spreizt er davon ab, oder ist völlig zurückgeschlagen und aufwärts gebogen.

Im Embryosacke ist der Stammscheitel mit den (meist 4) ihn umgebenden Keimblättern verblieben. Sie umschließen zunächst als deutlich getrennte Anlagen noch etwas Protoplasma und füllen schließlich die Samenschale vollkommen aus, verwachsen am Grunde, werden aber stets von einer Spalte durchzogen. Kleine Endospermreste, welche zwischen Integument und Kotyledonen erhalten geblieben sind, senden haustorienähnliche Wucherungen in diese hinein und übermitteln als sekundäres Endosperm dem Embryo dauernd weitere Nahrungszufuhr von seiten der Mutterpflanze, wie von HABERLANDT[1]) gezeigt wurde. Die Keimlinge entwickeln sich zu einem Teil jedenfalls durch eigene Assimilation ihres chlorophyllhaltigen Rindengewebes weiter, dessen Epidermis auch Spaltöffnungen führt. Sie erreichen bei Bruguiera parviflora und gymnorrhiza 20—25 cm Länge, bei Bruguiera eriopetala und caryophylloides bleiben sie kleiner.

Etwas anders verläuft die Entwickelung bei Rhizophora. Der Blütenboden ist hier flacher, und nach der Blütezeit wächst die Frucht als ein graubraunes, zunächst sehr zierlich kegelförmiges Hütchen über die hartlederigen 4 Kelchblätter hinaus. Bevor sie aber noch Zeit gefunden, sich erheblich in Höhe und Umfang zu vergrößern, erscheint an der Spitze das aus der Mikropyle herausgewachsene Wurzelende des Keimlings. Während bisher die Lage der Frucht eine aufgerichtete war, biegt sich das Hypokotyl sogleich deutlich dem Boden entgegen, und sein beträchtlich angewachsenes Gewicht zwingt später die Frucht gerade herabzuhängen. In einer der Länge nach durchschnittenen Frucht jüngeren Zustandes ist von freien Keimblättern niemals etwas zu sehen. Ein dicker, fleischiger Kotyledonarkörper findet sich an ihrer Stelle. Er wird von einem schmalen Hohlraum durchzogen, in welchem die Plumula steckt. Man kann danach und nach dem Verhalten von Bruguiera die Entstehung des Gebildes aus 2 oder mehr miteinander verwachsenen Kotyledonen vermuten. Aufgabe des Kotyledonarkörpers ist es: einmal mit seiner papillösen Oberfläche im oberen hutförmigen Teil die von der Mutterpflanze herzuströmenden Nahrungsstoffe aufzunehmen, andererseits durch die starke Schwellung seines unteren Teiles dem immer schwerer werdenden Keimling Halt zu gewähren und ein Herausgleiten aus der Frucht zu verhüten. Hat das Hypokotyl annähernd die ihm zukommende Länge erreicht, so wächst der Kotyledonarkörper, welcher stets die Plumula des Keimlings scheidenartig überdeckt, auch seinerseits über den Rand der mächtig angeschwollenen

1) G. HABERLANDT, l. c.

Frucht hervor. Die Ansatzstelle des Kotyledonarkörpers am Keimling ist als Ring deutlich zu erkennen, seine glatte Oberfläche hebt sich von der mit zahlreichen warzigen Lenticellen bedeckten des Hypokotyls leicht ab. Dieser Ring entspricht der Basis der verwachsenen Kotyledonen und dient später als Trennungsstelle von Keimling und Frucht. Bei der stattlichsten aller Rhizophora-Arten, der indischen Rhizophora mucronata, pflegt die gewöhnliche Länge erwachsener Keimlinge 60—70 cm zu betragen, sie können aber sehr wohl eine Größe bis zu 1 m an der Mutterpflanze erreichen. Tafel 8 führt eine Einzelpflanze mit zahlreichen Keimlingen in allen Größen vor Augen. Das spitz auslaufende Hypokotyl ist am unteren Ende keulenförmig verdickt, so daß sein Schwerpunkt weit nach unten verlegt wird. Löst sich nun an der vorbezeichneten Ringstelle die Verbindung von Kotyledonarkörper und Keimling, so fällt dieser herab und bohrt sein spitzes Wurzelende mit ziemlicher Gewalt in den Schlamm ein. Die aus ihrer Höhlung befreite Plumula besitzt weit entwickelte Blattanlagen. Durch Austreiben zahlreicher Nebenwurzeln beginnt alsbald die Festwurzelung, während die Hauptwurzel regelmäßig abstirbt. So sieht man rings um eine Rhizophorapflanze junge Keimlinge verschiedenen Alters aus dem Wasser hervorragen. Sie vermögen sich zu entwickeln, auch wenn sie täglich eine Zeitlang von der Flut bedeckt werden sollten.

In ganz ähnlicher Weise geht die Ausbildung der Ceriopsfrüchte und -keimlinge von statten. Keulenform und scharfe Zuspitzung des Wurzelendes sind hier noch ausgeprägter, und durch die rinnige Oberfläche des Hypokotyls wird ein noch festeres Haften im Schlamme erzielt werden müssen. Die Früchte, d. h. Fruchtschalen, der Rhizophora- und Ceriops-Arten bleiben an der Mutterpflanze hängen und gehen, ihres Keimlings entledigt, langsam zu Grunde.

Bei den Bruguiera-Arten dagegen fällt die Frucht mit vom Baume. Die geringere Länge und nicht so günstige Gewichtsverteilung des Keimlings wird ihm nicht mit derselben Sicherheit gestatten, sogleich in richtiger Lage weiterzuwachsen. Sie treiben vielleicht häufiger im Meere, bevor sie zur Ruhe kommen. Bei Bruguiera parviflora wird dann die Frucht von der Plumula durchbohrt; bei Bruguiera eriopetala dagegen [1]) und vermutlich auch bei gymnorrhiza und caryophylloides wird sie abgeworfen. Ein zwischen dem Hypokotyl und der ihn umhüllenden Fruchtschale erhaltener Rest ausgetretenen Endosperms dient als Schwellkörper, indem er, im Wasser aufquellend, die Lockerung des Keimlings und seine Ablösung von den Kotyledonen vorbereitet und erleichtert. Alle Bruguiera-Arten entwickeln zunächst ihre Hauptwurzel, mit der sie sich verankern.

Charakteristisch für alle Rhizophoraceen ist ein sehr langsames Wachstum. Um so wichtiger ist es für sie, gleich in richtiger Orientierung ihrer Vegetationsorgane an

1) Cf. HABERLANDT, l. c. p. 100.

geeignetem Standorte weiterwachsen zu können. In ihrer langsamen Entwickelung dürfte wesentlich mit die Ursache zu erblicken sein, welche sie zwang, vivipare Keimlinge zu bringen, um die Konkurrenz der Bewerber am Standorte auszuhalten. Wenigstens sieht man, daß die in Ausrüstung ihres Wurzelsystems so hoch entwickelten Sonneratia-Arten, deren rapides Wachstum vorher durch Beispiele belegt werden konnte, der Viviparie entbehren und trotzdem den Wettbewerb ihrer besser ausgerüsteten, aber langsamer wachsenden Formationsgenossen zu ertragen vermögen.

Ein letzter Ueberblick über die Mangrove zeigt uns jetzt auch, wie nach den Abstufungen ihrer Ausrüstung die Gliederung erfolgen muß. Rhizophora mucronata ist mit Hilfe ihrer langen Keimlinge und ihrer hohen Stelzwurzeln am besten im stande, den äußersten Rand einzunehmen, wo die kürzeren Keimlinge anderer Pflanzen keinen Boden mehr zu fassen vermögen. Mit ihr wetteifert nur die schnellwüchsige, nicht vivipare Sonneratia alba, deren mächtige Pneumatophoren der Fluthöhe gleichkommen. Die von Herrn Prof. MARTIN gütigst zur Verfügung gestellte Aufnahme (Tafel 12) zeigt eine Anzahl stattlicher Bäume von Sonneratia alba, wie sie an der Süd- und Nordküste Amboinas verbreitet sind.

Natürlich ist die Verteilung der einzelnen Arten außerdem von anderen Faktoren, so vor allem von der mehr oder minder entwickelten Fähigkeit, den Salzgehalt des Substrates zu ertragen, abhängig. Aus diesem Grunde sind wohl Bruguiera gymnorrhiza und parviflora, Ceriops Roxburghiana, Sonneratia acida und Acanthus ilicifolius mehr auf die inneren Teile der Mangrove beschränkt, wo sie sich mit der früher bereits zur Darstellung gebrachten Nipa-Formation[1]), die im wesentlichen aus der stammlosen Nipapalme gebildet wird, vermischen. Schließlich schwinden weiter landeinwärts die letzten Mangrovepflanzen und andere Bäume oder Sträucher, wie Cerbera Odollam, Terminalia Catappa, Heritiera litoralis, Excaecaria Agallocha, und andere treten an ihre Stelle.

---

1) Cf. Vegetationsbilder, I. Reihe, Heft 2, Taf. 7.

Rhizophora mucronata.

Tjilatjap.

Nach photogr. Aufnahme von G. Karsten.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lichtdruck der Verlagsanstalt F. Bruckmann A.-G., München.

Rhizophora mucronata.

Tandjoeng Prioek.

Nach photogr. Aufnahme von G. Karsten. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lichtdruck der Verlagsanstalt F. Bruckmann A.-G., München.

Bruguiera gymnorrhiza zur Zeit der Ebbe.

Tjilatjap.

Nach photogr. Aufnahme von G. Karsten. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lichtdruck der Verlagsanstalt F. Bruckmann A.-G., München.

Avicennia officinalis zur Zeit der Ebbe.

Im Hintergrunde Rhizophora mucronata.
Kajeli auf Boeroe.

Nach photogr. Aufnahme von G. Karsten. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lichtdruck der Verlagsanstalt F. Bruckmann A.-G., München.

Sonneratia acida zur Zeit der Ebbe.

Tjilatjap.

Nach photogr. Aufnahme von G. Karsten.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lichtdruck der Verlagsanstalt F. Bruckmann A.-G., München.

plate missing